Ciencia

Algunas consideraciones sobre el origen geográfico y filético de los mamíferos extinguidos y vivientes de América del Sur

ROSENDO PASCUAL

I. El concepto de "mamífero" y la aparición de los primeros representantes sobre la corteza terrestre

NACE EN GODOY CRUZ (Mendoza) en 1925. Se gradúa de doctor en ciencias naturales en 1949 en la Universidad de La Plata, en la que actualmente es profesor titular de paleontología II (vertebrados), con dedicación exclusiva. Es jefe de vertebrados de la división paleontología del Museo de La Plata. Socio fundador y vicepresidente de la Asociación Paleontológica Argentina. Ha publicado diez trabajos científicos en revistas especializadas. Y tiene inéditos o en preparación otros tantos trabajos, entre ellos: Estudio monográfico de los vertebrados fósiles de la provincia de Buenos Aires *(col. en equipo);* Los mamíferos del Mustersense (eoceno superior) de la laguna del Mate (Chubut); Los mamíferos fósiles de la formación de Epecuén (prov. de Bs. As.) y Salinas Grandes (La Pampa), etc. *Ha dictado conferencias de divulgación científica y publicado diversos artículos del mismo género.*

A LA luz de los más modernos conocimientos la clase Mammalia ha llegado a adquirir una nueva dimensión, seguramente inesperada para aquellos que no están familiarizados con el estudio de la evolución de los vertebrados extinguidos. Los mamíferos no constituyen una agrupación natural tan claramente distinguible de los demás taxones de vertebrados por una serie de caracteres tan definidos, como se ha pretendido y enseñado en zoología. Si consideramos los reptiles y mamíferos últimamente extinguidos, y sus representantes vivientes, indudablemente podremos comprobar que cada uno presenta una serie de caracteres estructurales y fisiológicos limitantes, que permiten reconocer en ellos a dos taxones naturales, nada arbitrarios. Sin embargo un escabroso problema se presenta cuando se pretende aplicar limitaciones a aquellas primitivas formas basales mamiferoides que nos provee la documentación paleontológica, en los que en rara conjunción se presentan ca-

racteres que, con un criterio neontológico, hemos considerado privativos de los reptiles o de los mamíferos.

Se ha reconocido que los mayores grupos zoológicos han tomado origen especialmente en algunos cambios básicos muy importantes en la adaptación (Simpson, 1959 c). Estos cambios fundamentales se tradujeron en una serie de adquisiciones progresivas, que permitieron el reemplazamiento de grupos ancestrales, o de otros grupos competitivos, asegurando una más amplia explotación y subdivisión ecológica especializada de los mismos medios, y aún su entrada en diferentes zonas adaptativas, o situaciones ecológicas no asequibles a las formas ancestrales. Estas nuevas posibilidades adaptativas envolvieron una serie de características, o aún una sola, aunque este último caso significó la apertura de ajustamientos concomitantes o subsecuentes, y su integración final. En este sentido los mamíferos representarían la plasmación de esas nuevas posibilidades a partir de los ancestrales reptiles, definidas por una suma de adquisiciones —reconocidas en zoología como diagnósticas de los mamíferos—, que se refieren esencialmente a la homeotermia, la presencia de pelos, la formación de un paladar secundario, la viviparidad, la diferenciación de un diafragma, la completa separación de los ventrículos en el corazón, la existencia de mamas, o glándulas mamarias que aseguran el alimento posnatal de las crías, los miembros con sus segmentos más verticales, una más diferenciada y expandida corteza cerebral, una heterodoncia, etc. Sin embargo, la adquisición de cada una de estas integrales componentes del moderno "estado" mamífero, ahora más o menos asociadas, se hizo en forma sucesiva, con un ritmo muy variable según las diversas líneas conducentes a esa nueva meta. Aún algunas de estas peculiaridades fueron adquiridas por formas —o grupos de formas—, consideradas como reptiles, e. g. los *Therapsida,* en épocas muy anteriores al momento que en los mamíferos pasaron a ser caracteres constantes (fig. 2). En ellos se suelen encontrar asociados algunos de estos rasgos "mamiferoides", tales como un esbozo general de heterodoncia, un paladar secundario, miembros más verticales, etc. Por lo general el proceso de fosilización no ha permitido se preservaran las partes blandas de los animales, pero si consideramos que algunos de estos caracteres, como el paladar secundario y la heterodoncia, pueden ser concomitantes de otros como la homeotermia y la presencia de glándulas mamarias, queda abierta la posibilidad que estos avanzados reptiles

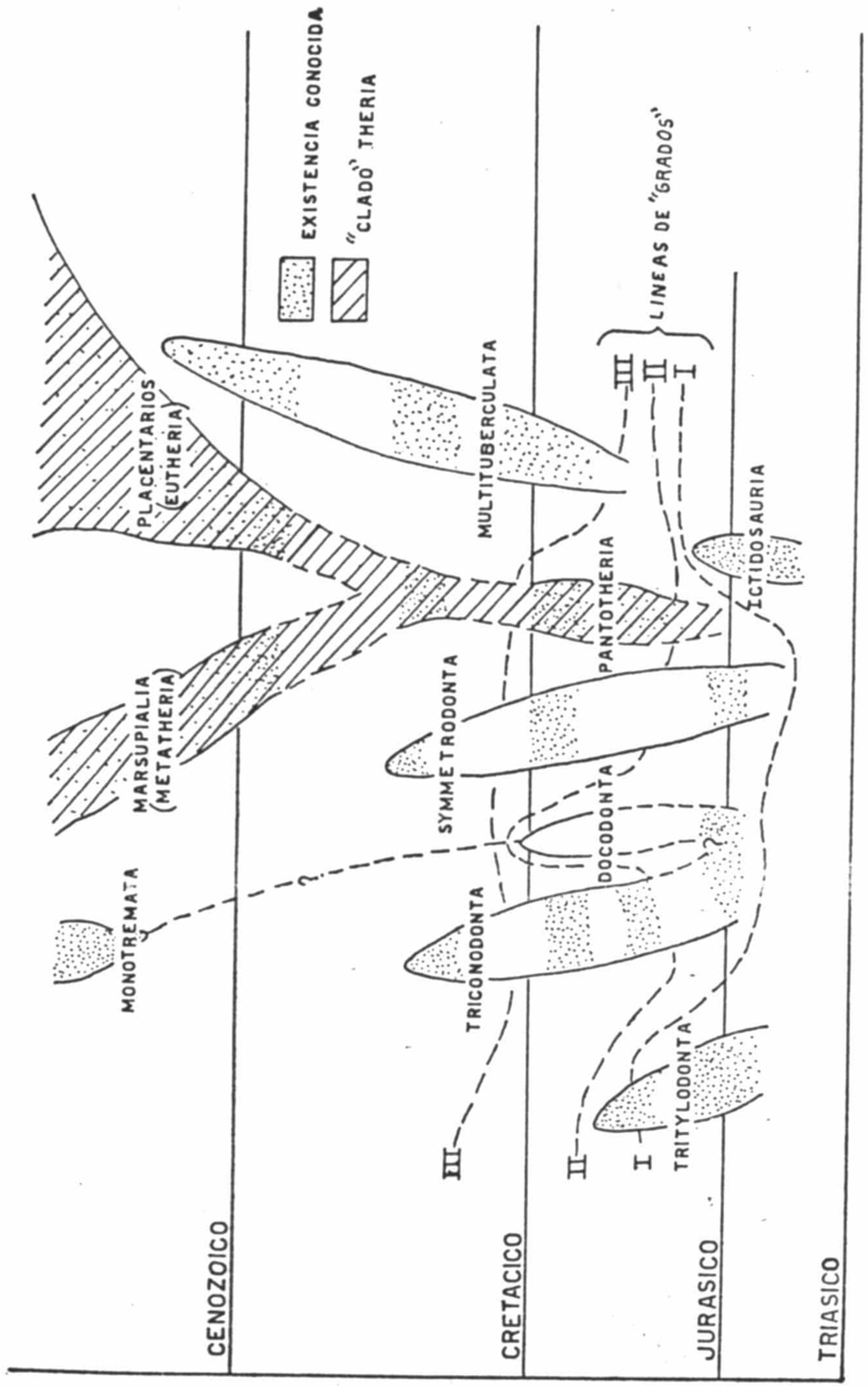

FIGURA 1. Ditribución temporal y algunas relaciones de los órdenes de mamíferos mesozoicos y de algunos reptiles mamiferoides (tomado de G. G. Simpson, 1959, con ligeras modificaciones).

puedan haber integrado en sí muchos de los caracteres diagnósticos de los mamíferos, justificándose para ellos aquella denominación de "casi mamíferos", o "mammal-like reptiles" de los paleontólogos de habla inglesa.

Por otro lado, la viviparidad bien sabemos que no fue nunca alcanzada por ciertos animales clasificados como mamíferos, como los monotremos, que son ovíparos y que presentan en asociación ciertos otros caracteres reptilianos en su anatomía. Aún la homeotermia es extremadamente variable en muchos de los indudables mamíferos, y no privativa de ellos, pues la presentan las aves y algunos reptiles. Además, si bien no podemos reconocer una secuencia ordenada en la aparición de cada una de estas cualidades, ha podido establecerse al menos que el complejo cerebro de los mamíferos más evolucionados sólo fue alcanzado bastante tiempo después de la aparición de las primeras formas que hemos considerado ya como indudables mamíferos.

Los testimonios paleontológicos nos demuestran que en los mamíferos primordiales nunca se encuentra la conjunción de todos estos caracteres. Más aún, estamos seguros que muchos —como es el caso actual de los monotremos— nunca llegaron a adquirir todos los caracteres que definen a un mamífero moderno. Sabemos ahora que la integración de todos fue la resultante de un proceso gradual, desarrollado durante la Era Mesozoica, y que la secuencia compuesta por agrupaciones de formas de más en más complejas no representan en la mayoría de los casos una sucesión filogenética, sino que constituyen *líneas* estériles independientes.

Si idealmente reconocemos un límite horizontal según el cual las formas que están por debajo representan los reptiles, y aquellas que están por arriba representan los mamíferos, los documentos paleontológicos nos demuestran que este límite fue rebasado independientemente por diferentes *líneas,* que desde diversos puntos de origen y en diferentes momentos de la historia geológica, constituyeron *phyllums,* con una extensión en el tiempo variable, y alcanzando estados de complejidad diferentes. Pero cualquiera sea el estado final de complejidad alcanzado por cada uno, durante su marcha evolutiva todos pasaron separadamente, y generalmente en diversas épocas, por estados semejantes. Cada uno de estos semejantes e independientes estados de los diversos *phyllums* constituye lo que Huxley (1958) ha denominado *grado.* Pero el *grado* final alcanzado por cada uno, como dijimos, no fue en

todos el mismo, y entre todas una sola de las *líneas* prontamente surgidas del "stock" basal reptiliano logró superar en una sucesión ininterrumpida a todas las demás, logrando perpetuarse hasta nuestros días con las más evolucionadas formas de mamíferos conocidos. Esta *línea,* al contrario de las otras, está compuesta por una serie de agrupaciones progresivamente más complejas, que representan una clara sucesión filogenética. Constituye lo que Huxley (op. cit.) ha denominado un *clado* (*cf.* fig. 1).

Vale decir, entonces, que los mamíferos, por definición estructural, reconocen un origen polifilético, pero a la vez la agrupación taxinómica que ellos representan está compuesta por una serie de agrupaciones menores, equivalentes en su gran mayoría a otras tantas *líneas* independientes, extinguidas, monofiléticas.

El problema se plantea cuando se pretende reconocer el límite que separa a los reptiles "promamíferos" de los mamíferos primordiales. Los restos provenientes del Triásico (cf. fig.2) nos colocan en esa situación, tanto que dúdase si se está tratando a un reptil o a un mamífero. Arbitrariamente los paleontólogos han debido echar mano a una serie de caracteres osteológicos, por lo general observables en los fósiles, y que en mayor o menor grado son concomitantes. Estos caracteres se refieren, fundamentalmente, a:) 1) la relación articular de la mandíbula con el cráneo; 2) la composición mandibular; y 3) al número de huesecillos componentes del oído medio. Los restos demuestran, sin embargo, que dentro de estos caracteres todas las combinaciones son posibles, y que la jerarquización de cada una a fin de determinar su correspondencia al estado reptil o mamífero es extremadamente subjetiva, además de que muchas veces están simultáneamente presentes las pretendidas peculiaridades de unos u otros. Tal es la situación que muy recientemente Kermack y Mussett (1958 a, b, *fide* Simpson, 1959 b) han propuesto reunir a todos los animales que presentan una doble articulación de la mandíbula con el cráneo —del tipo reptiliano y del tipo mamífero— en una nueva Subclase que proponen denominar "Eotheria". Simpson (1959 b) ha cuestionado esta interpretación, considerando que este carácter representaría más bien un *grado,* pues muy seguramente las diversas *líneas* de mamíferos debieron pasar independientemente por este estado, lo cual negaría su pretendida validez filogenética.

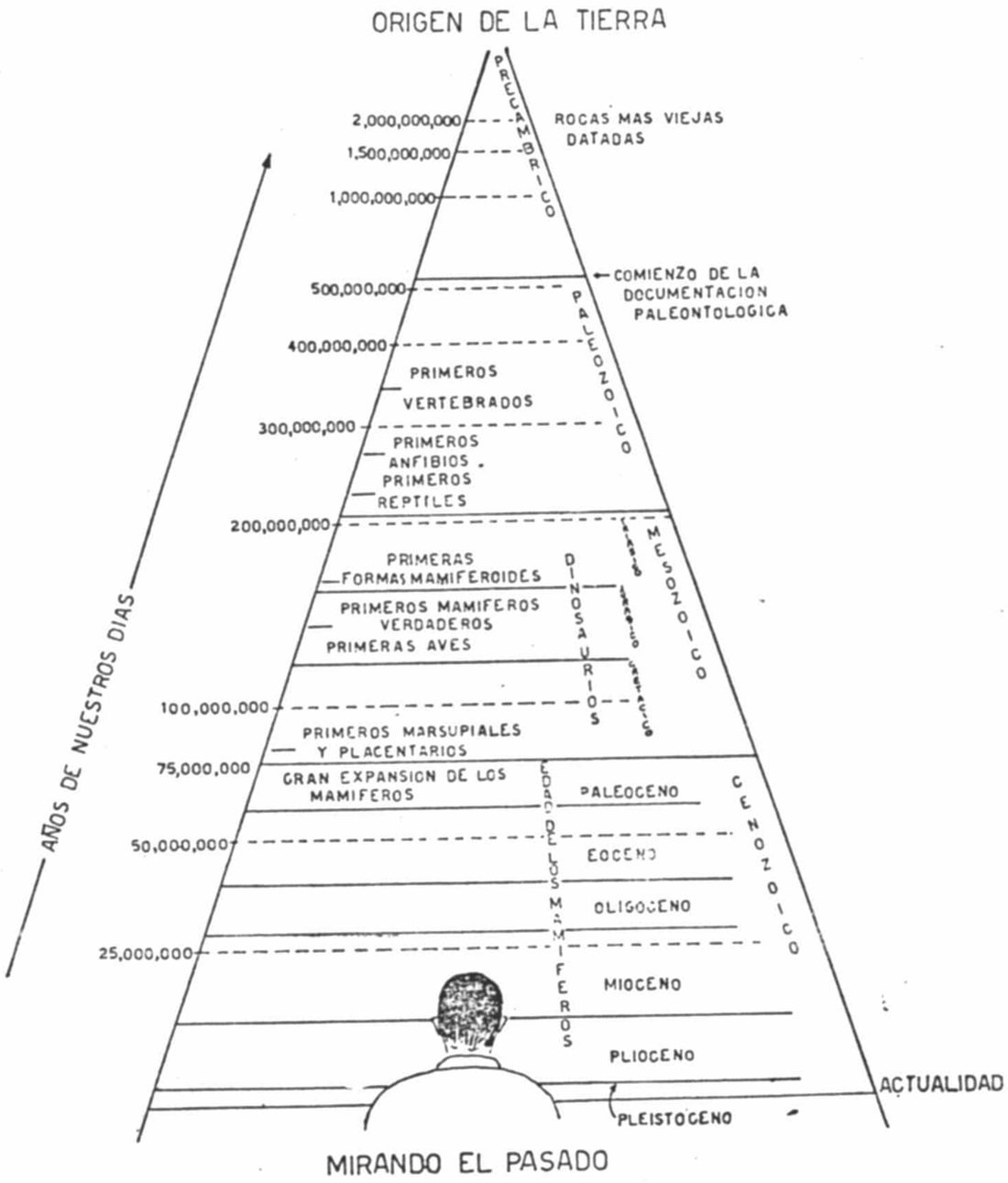

FIGURA 2. Mirando atrás en el camino del tiempo. El tiempo geológico está visto en perspectiva, con los datos de los distantes de nuestros días a la izquierda, y los nombres geocronológicos técnicamente usados, a la derecha. Se señalan además algunos eventos importantes de la historia de los vertebrados (transcripto de G. G. Simpson, 1953). La cifra de 2.000 millones de años para las rocas más viejas datadas se ha modificado por nuevos estudios de los elementos radioactivos, comprobándose que es mucho mayor.

Kühne (1958, *fide* Simpson, 1959 b) ha considerado como impracticable cualquier criterio que tenga un propósito limitante, ya que reconoce como inexistente una línea divisoria entre los reptiles terápsidos y los mamíferos primordiales, por los que el "Typus Mammalier" sería, según su entender, simplemente artificial.

Esta situación nos ilustra claramente sobre la imposibilidad de pretender establecer la antigüedad de los mamíferos sin antes —como condición *sine qua non*— convenir, al menos arbitrariamente, qué debe entenderse por mamífero, y qué por reptil.

Es éste un candente problema que preocupa a los especialistas modernos, cuyo tratado escapa a la índole informativa de este trabajo. Sin embargo, cualquiera sea la solución que se proponga, estamos en condiciones ciertas de reconocer que durante la Era Mesozoica, en los últimos tiempos del Triásico, se produjo la diferenciación de formas "mamiferoides", que constituyen sin ninguna duda tipos premonitores del más avanzado grado mamífero.

II. Antigüedad de los mamíferos en el continente sudamericano

La antigüedad relativa que tienen los primeros restos de mamíferos hallados hasta hace muy poco en capas geológicas del Continente Sudamericano ha sido uno de los temas que más ha preocupado establecer a los paleontólogos de nuestro país y del extranjero, sobre todo porque de ella depende en muy buena medida la determinación de sus orígenes geográficos y de sus filiaciones.

En una forma general podemos sintetizar en dos las interpretaciones sobre la antigüedad relativa de los mamíferos más viejos conocidos hasta hace muy poco en el Continente Sudamericano: 1) son cretácicos, es decir del último período de la Era Mesozoica; y 2) son del Terciario, presumiblemente del Paleoceno medio o superior. La primera tuvo a F. Ameghino como adalid, cuyo criterio usado, inferencias y especulaciones son diametralmente opuestas a las de los sostenedores de la segunda posición. Ameghino (1897) decía: "...Durante esa época (Cretácico superior), sobre ese gran continente austral y especialmente en su parte céntrica, *constituída por el territorio argentino,* fue cuando se desarrollaron los más perfectos de los organismos, la gran clase de los mamíferos, que se dispersaron luego por

las tierras australes y por distintos caminos penetraron en el hemisferio norte". *Per contra,* de acuerdo a la segunda posición —sostenida principalmente por Matthew (1915), y con muy pocas variantes por casi todos los investigadores norteamericanos y del extranjero—, "las principales líneas de migración en las *últimas épocas geológicas* han radiado de centros de dispersión holárticos". Esta teoría estaba basada fundamentalmente en la circunstancia de que los ancestros de cualquiera de las estirpes de mamíferos han sido encontrados en *formaciones terciarias* de la Región Holártica, a veces en Europa y otras en América del Norte. Implícitamente esta interpretación impone el concepto que todos nuestros mamíferos no pueden ser anteriores al período Terciario.

Los estudios más modernos parecen haber dado nuevas bases en favor de la segunda de estas teorías, por cuanto se ha demostrado como errónea la antigüedad dada por Ameghino a las primeras capas mamalíferas del continente. Esto fue logrado después de muy agrias controversias, causadas esencialmente por la relación de dependencia de las interpretaciones sobre el sentido de las migraciones —y en consecuencia sobre el origen de los mamíferos sudamericanos— con la antigüedad relativa de aquellas capas portadoras de los más viejos mamíferos que se conocían entonces. Pocos investigadores de la Geología y Paleontología de nuestro medio dudan en la actualidad que Ameghino estaba equivocado cuando atribuyó edad cretácica a las primeras formaciones con restos de mamíferos fósiles, y todos reconocen que ellas no pueden ser más antiguas que el Terciario inferior, en todos los casos nunca anteriores a las más viejas formaciones mamalíferas terciarias de los continentes septentrionales (mamíferos del Paleoceno inferior son sólo conocidos de pocas regiones de América del Norte).

De tal forma había quedado sentado que los mamíferos más viejos conocidos hasta ese momento en el Continente Sudamericano eran terciarios, muy probablemente del Paleoceno medio o superior; terminado con la idea de su existencia en este continente en los fines del Cretácico, y descartando definitivamente la considerada posibilidad de su coexistencia con los grandes reptiles dinosaurios. A la vez reconocióse en estos mamíferos a representantes modernos de esta clase, negando la existencia entre ellos de los más primitivos y antiguos *Prototheria (Monotremata)* y *Allotheria (Multituberculata),* tal como creyera reconocerlo F. Ameghino.

Pero lo notable es que en la concepción de los "holarticistas" sostenedores del origen alóctono de todos nuestros mamíferos más antiguos —hasta hace muy poco paleocenos— parece haber quedado inhabilitada la posibilidad de la existencia de mamíferos mesozoicos en las regiones ahora integrantes del Continente Sudamericano. No pudieron, pues, haber existido en estas latitudes en los tiempos mesozoicos ni *Prototheria,* ni *Allotheria,* ni ninguno de aquellos inciertos grupos tales como los *Triconodonta* y *Docodonta,* y menos aún los *Pantotheria,* cepa de los modernos y diversificados mamíferos, casi esencialmente postmesozoicos, de la Subclase *Theria.*

La validez de esta implícita y extrema interpretación habíanos resultado en cierta manera cuestionable, porque aún admitiendo que la cepa de los mamíferos *therios* no estuvo representada en estas regiones, ello de ninguna manera anulaba la posibilidad que hubieran estado presentes las demás *líneas* de mamíferos mesozoicos que poblaban entonces los continentes boreales, y que sabemos representan entidades taxonómicas sin vinculaciones filogenéticas con los *therios* (*cf.* fig. 1). Por lo demás, esta atribución se basaba en buena medida en factores negativos, cuales eran la falta de hallazgos de mamíferos en rocas preterciarias, y no en su demostrada ausencia. Nadie duda que los *Pantotheria* fueron ancestrales a los *Eutheria,* y que como lo reconociera ya Scott (1937) "existen muchas razones para pensar que en el período Jurásico los *Pantotheria* tuvieron una distribución universal, aunque ellos han sido actualmente encontrados sólo en América del Norte, Inglaterra y Este de Africa". Al respecto decía también este autor que "En el Jurásico y Cretácico, los dinosaurios, que fueron reptiles terrestres, extendieron su distribución a todos los continentes, excepto, quizá, Antártida, y los pequeños *Pantotheria* aparentemente siguieron las mismas rutas de migración de un continente a otro...".

La mayoría de los autores norteamericanos (*vide* especialmente Mayr, E. *et alters,* 1952) se inclinan por aceptar alguna clase de conexión entre ambas Américas durante el Cretásico, pero a la vez ninguno ha osado considerar la posibilidad de la existencia entonces en este Continente Sudamericano de algún mamífero. ¿Es que aquellas formas que poblaban en esos tiempos el Continente Norteamericano tenían alguna inhibición que les impedía alcanzar estas tierras? Si así fue, al menos —de acuerdo a Colbert (en Mayr, E., op. cit.)— no la

tuvieron los dinosaurios, a los cuales se los considera inmigrantes norteamericanos llegados a estas tierras australes.

Un hallazgo reciente (Casamiquela, 1961) parece demostrar la validez de nuestra reconvención. De capas del denominado "Complejo Porfírico" de la región situada al sur del río Deseado, Provincia de Santa Cruz, referidas con mucha certeza al Suprajurásico inferior (*vide* fig. 2), se obtuvieron numerosas impresiones de pisadas fósiles —técnicamente denominadas *icnitas*— cuya asignación a mamíferos parece incontestable. Casamiquela ha denominado estas interesantes *icnitas Ameghinichnus patagonicus*, reconociendo en el mamífero que las dejara a un representante de una nueva familia, *Ameghinichnidae*, asignada con reservas a los *Pantotheria*.

Por otro lado, nuestra más amplia oposición a los sostenedores del origen holártico de *todos* nuestros mamíferos fósiles, se apoyaba en la existencia en el Triásico del oeste argentino y sur de Brasil de una rica, cuan poco conocida aún, fauna de reptiles mamiferoides del orden *Therapsida*, reconocidos progenitores —al menos estructuralmente— de los mamíferos. Nada impide pensar que entre ellos hayan existido tipos con las potencialidades conducentes al *grado* mamífero, y que en estas latitudes pudieron haberse desarrollado en algunas de las *líneas* conocidas, o en alguna aún desconocida.

III. El continente sudamericano en los comienzos de la "Edad de los Mamíferos" *(Era Cenozoica)*

La naturaleza de la fauna de una región dada ha cambiado radicalmente durante los tiempos geológicos. Su composición actual es el resultado de una larga secuencia de acontecimientos históricos, que se extienden hacia atrás en muchos millones de años. Sus componentes actuales han llegado a convivir dentro de un equilibrio dinámico, pero para cada uno de ellos podemos reconocer un origen distinto, una permanencia en la región de muy distinta data, y grados de relaciones distintos con animales de otras regiones. Estos conceptos están íntimamente relacionados con el origen filético de cada uno, y consecuentemente con el origen geográfico de cada uno. Una región zoogeográfica cualquiera no es más que la resultante circunstancial, cuya definición está íntimamente relacionada y condicionada en gran

parte a su historia geográfica. De tal forma la fauna de esa región deja de ser una unidad coherente ya que la región misma, con un concepto histórico, no ha sido una unidad invariable en el tiempo. Las regiones zoogeográficas no están, pues, solamente definidas por comunidades de animales característicos, sino por una serie de caracteres geográficos que las circunscriben.

Las evidencias de las transformaciones geográficas de la corteza terrestre las obtenemos, especialmente, de la información que proveen los restos de los organismos que las poblaron en las distintas épocas de la historia geológica. Los continentes han cambiado su forma varias veces, y han variado sus conexiones, lo cual puede ser determinado con bastante exactitud por el estudio de las secuencias y relaciones de las floras y faunas del pasado. La ciencia que de ello se ocupa se denomina Paleogeografía, que no es más que una Geografía Física Histórica, cuyo objeto es la determinación de todos los sucesos geográficos del pasado geológico, a fin de restaurar las sucesivas relaciones y distribuciones de los mares y los continentes. La distribución y relaciones de la flora y fauna que poblaron sucesivamente esas diversas regiones paleogeográficas constituye el objeto de la Paleobiogeografía. Por eso la Paleogeografía no es sólo la base de la Paleobiogeografía, sino que ésta se usa como fundamento en el que se apoyan las teorías de la primera.

La aplicación de estos conceptos en el estudio de los mamíferos que poblaron el Continente Sudamericano en los comienzos de la Era Cenozoica ha permitido establecer que entonces este continente era insular —como lo es en la actualidad Australia—, sin vinculaciones geográficas con ningún otro continente.

Ya Ameghino (1819 a, b) había reconocido la temporal ausencia durante la primera parte del Terciario de una conexión geográfica entre ambas Américas, aún cuando sobre la base de asignaciones cronológicas reconocidas como erróneas.

El hecho es que en el estado actual de nuestros conocimientos no podemos dudar de esta interpretación, reconociendo que al menos desde el Paleoceno medio América del Sur se mantuvo aislada de los demás continentes, transformándose, desde el punto de vista biológico, en un gran centro de evolución donde muchos tipos de animales se originaron, sirviendo a la vez de refugio a otros que sobrevivieron después de haberse extinguido en otros lugares.

Pero al estudiar el problema origen de todo ese variado elenco de mamíferos con que comenzó el Cenozoico en este nuevo continente insular, necesariamente se impuso establecer su grado de autoctonía, y si eran inmigrantes la forma cómo pudieron llegar, por dónde lo hicieron y de dónde vinieron. Ameghino siempre postuló una conexión preterciaria entre ambas Américas, especialmente apoyándose en que (1891) "los numerosos dinosaurios que se encuentran en el Cretácico superior de la República Argentina" eran semejantes a los "que en la misma época vivían en América del Norte, de los cuales son probablemente próximos parientes y que sólo pudieron pasar de una a otra región por medio de un *puente muy seguro*". Posteriormente (1903, 1906, 1910) reconoció definitivamente que la comunicación entre ambas Américas existió solamente durante el Cretácico inferior y medio, y que a partir del Cretácico superior había ya desaparecido. Sostuvo asimismo que hacia fines de ese período mesozoico América del Sur y Africa estaban unidas por una tierra continua, constituyendo un continente al que denominó Etiopebrasileño; sería, según Ameghino, el continente denominado Arquelenis por H. von Ihering, al que se sumaba también la India. Pero aún América del Sur alcanzó a tener conexión por medio de un puente con Australia —según Ameghino (1910)— constituído "por la región polar antártica hasta Australia y Nueva Zelandia, sin que éstas estuvieran en comunicación directa con Africa". El estudio de los mamíferos fósiles de América del Sur lo llevó a inferir que tal conexión con el continente australiano se perdió en una época anterior, que ubicó en el Cretácico medio, anticipándose a la desvinculación con Africa. Decía entonces que esta desconexión se debió a "la sumersión y despedazamiento del continente antártico", lo que produjo a la vez la aislación continental de Australia, tal como se presenta en la actualidad. Por su parte —escribía— la "conexión entre Africa y América del Sur cesó a fines del Cretáceo o a principios del Eoceno", llegando a precisar más adelante, por el estudio de los mamíferos, que "quedó interrumpida del todo en la parte superior del Cretáceo. . .".

Es notable que Ameghino, usando observaciones veraces, pero incorrectamente interpretadas, haya llegado —como lo admiten los investigadores más destacados de la actualidad— a reconocer que a fines de la Era Mesozoica o comienzos de la Cenozoica los Continentes Australiano y Sudamericano se habían transformado en dos masas insulares, sin conexiones con ningún otro continente. Las conexiones por él postuladas tienen sus más profundas raíces en muchos documentos paleontológicos aportados por las rocas fosilíferas de fines del Paleozoico y comienzos del Mesozoico de los continentes australes, y más especialmente América del Sur y Africa. Aún tiene actualidad una vieja precupación derivada de esos documentos, que ha llevado a los investigadores más esclarecidos a dividirse en dos escuelas sostenedoras de sendas teorías diametralmente opuestas. Según la primera, todos los continentes del Hemisferio Sur tuvieron una conexión de alguna índole, o directamente estuvieron unidos integrando una gran masa continental, por un espacio de tiempo, variable según las interpretaciones, pero que en general se habría extendido desde fines del Mesozoico. En oposición, la segunda teoría niega cualquier grado de relación geográfica entre estos continentes, reconociendo en cambio que periódicamente sus conexiones fueron con los continentes del Hemisferio Norte, de donde recibieron todos sus elementos florísticos y faunísticos.

Esas dos posiciones están en alguna medida relacionadas con diversas tendencias interpretativas de los paleogeógrafos, que sintéticamente podemos condensar en cuatro: 1) la distribución de los mares y de las tierras no dependió nunca de las características locales de la corteza terrestre, sino de que porciones de ella hubieran sido emergidas o sumergidas simplemente, variando con ello la configuración general de los continentes. Sostenían de esta forma la existencia de dos grandes masas continentales en grandes áreas ocupadas en la actualidad por los océanos. Tal teoría fue sostenida por los más antiguos investigadores. Ameghino, por la mayoría de sus fundamentos, puede ser considerado como uno de sus representantes; 2) durante la mayor parte de la historia de la vida ha existido un grado más o menos constante de relación entre los segmentos continentales y oceánicos de la corteza terrestre, y los cambios de esta relación han sido producto de fenómenos más o menos regionales; 3) todas las masas continentales han estado siempre "flotando" en las partes más profundas y plásticas de la corteza terrestre; habrían así formado alguna vez una masa continental, o más probablemente dos, las cuales fueron fracturadas en diversas partes equivalentes a los actuales continentes, cuyo posición actual se habría logrado por un lento desplazamiento a partir de la masa original. Una de estas masas habría sido de posición meridional,

Tiempo de emplazamiento	Estratos faunísticos	Grupos introducidos	Diferenciación en América del Sur	Tiempo de su extinción
Plioceno medio hasta épocas actuales	Ultimos inmigrantes III	Ciervos Camélidos (guanacos, etc.) Pecaries - Tapires • Equidos • Mastodontes Carnívoros felinos hurones osos cánidos ositos lavadores Ratas Ardillas Conejos Musarañas	Ya diferenciados antes de su emplazamiento en América del Sur. Diferenciación local de muchos géneros, especies, subespecies, pero no de familias o grupos superiores	Pleistoceno superior
Eoceno superior u Oligoceno inferior	Viejos isleros saltadores II	Roedores protrogomorfos ——— Lemuroideos avanzados	Roedores caviomorfos (muchos grupos) Monos ceboideos o platirrinos	
Cretácico superior a Paleoceno inferior	Viejos inmigrantes I	Ferungulata (Complejo condilartroideo)	• Litopterna • Notoungulata • Astrapotheria • Pyrotheria • Xenungulata	Pleistoceno sup. Pleistoceno sup. Mioceno superior Oligoceno sup. Paleoceno sup.
		Palaeonodonta	Xenarthra • Gravigrados Perezosos Osos hormigueros Armadillos • Gliptodontes	Pleistoceno sup. Pleistoceno sup.
		Didelphoidea	Didelphoidea (cont.) • Borhyaenoidea Caenolestoidea	?lioceno sup .

Cuadro 1. Los grupos señalados con • se han extinguido en el momento que se indica a la derecha. Los restantes son característicos en la Región Neotropical. No se han consignado los posibles *Pantotheria* del Suprajurásico inferior. (Tomado con ligeras modificaciones de Simpson, 1950).

e integrada por los actuales Continentes Sudamericano, Africano, India peninsular, Australiano y Antártico, formando lo que se ha denominado "Continente de Gondwana". Se conoce esta teoría en el ambiente de los geólogos como "Teoría de Wegener" o de la "Deriva de los Continentes"; y 4) los continentes y mares mantuvieron siempre la misma relación —como postula la segunda—, pero sostiene que existieron "puentes" que conectaron las grandes masas continentales entre sí. En la actualidad no se considera del todo improbable esta posibilidad, aunque se restringe la interpretación original, considerando que estos pretendidos "puentes" pueden haber estado representados simplemente por cadenas de islas, tales como las que en la actualidad se encuentran entre el Continente Australiano y el Asiático; pero niega que hayan existido conexiones de magnitudes como las pretendidas entre continentes tan alejados como Africa y América del Sur, o entre éste y Australia. De tal manera esta teoría quedaría como una forma de la segunda, que es la que cuenta con más firmes sostenedores.

Concretándonos al Continente Sudamericano y a las relaciones geográficas que puede haber tenido en los momentos del desarrollo de los mamíferos más antiguos hasta ahora conocidos, parece existir el consenso entre la mayoría de los paleontólogos modernos que en el Cretácico no existió ningún tipo de conexión con Africa y Australia, considerándose que las semejanzas entre los mamíferos fósiles y vivientes —como también entre otros animales y plantas— de estos tres continentes no exigen tal explicación, puesto que pueden ser perfectamente explicadas como consecuencias de una conexión de algún tipo con el Continente Norteamericano, y con Eurasia, respectivamente.

Aún cuando se admita esta última explicación como correcta para esa época final del Cretácico, el problema no encuentra igual solución cuando se trata de los vertebrados inferiores de América del Sur y Africa, de fines del Paleozoico y Triásico. La problemática que plantean ha dado motivo a enjundiosas monografías de especialistas diversos, quienes desde el enfoque de sus especialidades han llegado a conclusiones en la mayoría de los casos contradictorias (*vide* Mayr, E. et alters, 1952); por lo menos no ha sido negada con pruebas de valor terminante la idea de que alguna clase de conexión existió durante aquellos tiempos entre América del Sur y Africa.

Pero aún parece no estar suficientemente aclarado el grado de relación geográfica que debió existir durante el Cretácico. Así encontramos que Simpson (1950) habla de una conexión bien establecida, cuya duración cree pudo mantenerse hasta la primera parte del Paleoceno. Por otro lado Patterson (1958) no sólo ha desconsiderado en parte los argumentos esgrimidos por Simpson en favor de tal extensión, sino que ha llegado a postular que tal conexión, no existió nunca, ni aún durante el Cretácico. Considera que el poblamiento de América del Sur por parte de los mamíferos norteamericanos no necesitó de una total conexión, sino que bien pudo efectuarse "a saltos" a través de una unión no del todo establecida.

Lo cierto es que los estudios de los mamíferos fósiles demuestran que al comenzar el Cenozoico, América del Sur era incuestionablemente un continente insular. En este estado parece haberse mantenido hasta fines del Terciario, aunque muy seguramente ya durante mediados del Plioceno debió comenzar a esbozarse una reconexión con el Continente Norteamericano, quizá en forma de cadena de islas, que permitieron el intercambio de ciertos elementos especiales de los mamíferos que poblaban entonces ambos continentes. Así lo demuestra la presencia de formas sudamericanas en América del Norte y viceversa, en sedimentos de esa antigüedad. En los comienzos del Pleistoceno este esbozo de vinculación geográfica tomó forma definitiva, estableciéndose la unión de ambos continentes de la manera como se presentan en la actualidad.

América Central jugó un papel preponderante como nexo entre ambos continentes americanos, aunque según todos los testimonios durante el Cenozoico, con breves y locales interrupciones, formó parte siempre del Continente Norteamericano. Las barreras marinas que durante el Terciario mantuvieron la separación de ambas Américas parecen haberse ubicado preferentemente en el extremo noroccidental de la América del Sur (Simpson, 1950).

IV. Caracteres de los mamíferos extinguidos y vivientes de América del Sur

En relación con la historia física del Continente Sudamericano esbozada precedentemente, Simpson (1943) ha dividido los mamíferos fósiles y vivientes de América del Sur en cuatro grupos principales: 1) formas extinguidas, en su mayoría totalmente distintas a cualquier mamífero viviente, o a cualquier mamífero nativo ya extinguido de otras partes del mundo, que se desarrollaron y diferenciaron en América del Sur cuando era un continente insular, y cuyos antecesores se encuentran entre los primeros mamíferos que llegaron a comienzos del Terciario. Algunos de ellos, e. g. piroterios, astrapoterios y muchos marsupiales nunca pasaron a otros continentes. Otros e. g. gliptodontes y gravígrados llegaron a invadir América del Norte al final de su historia; 2) mamíferos que se diferenciaron en América del Sur, como los de la primera categoría, pero sin llegar a extinguirse. Son característicos de la Región Neotropical: armadillos, perezosos y osos hormigueros; 3) animalitos que alcanzaron América del Sur por medio de "saltos de isla en isla" durante la época de su aislación geográfica. Aunque algunas de sus ramas han desaparecido, los grupos mayores han sobrevivido y son también representantes conspicuos de la Región Neotropical. Son éstos los roedores caviomorfos y los primates, que diferenciaron formas peculiares durante su desarrollo en estas aisladas regiones; 4) mamíferos de indudable origen norteamericano, que alcanzaron nuestro continente durante los fines del Terciario, a través del puente representado por la América Central. Algunos de ellos se extinguieron en ambos continentes, e. g. caballos y mastodontes; otros sobrevivieron sólo en la Región Neotropical, de la que son ahora característicos, aunque de reconocida filiación neártica o paleártica, e. g. los camélidos (llamas, guanacos, etc.) y tapires. Otros sobrevivieron en la Región Neotropical y en la Región Neártica, e. g. pumas, ciervos, ratas.

Todos estos mamíferos extinguidos y vivientes alcanzaron variados grados de diferenciación, siempre en relación directa a su antigüedad en nuestro continente. Sobre esta base, Simpson (1950) ha reconocido que los mamíferos sudamericanos pueden ser agrupados en tres estratos temporales (fig. 3), que representan a su entender tres inmigraciones de origen norteamericano: 1) "viejos inmigrantes", que comprenden los dos primeros grupos; 2) "viejos isleros saltadores", que comprenden el tercer grupo; y 3) "últimos inmigrantes" que comprenden el cuarto grupo.

En este sentido la historia de los mamíferos sudamericanos ha sido verdaderamente episódica, marcada por emplazamientos de inmi-

grantes, bien separados en el tiempo por largos períodos de una evidente tranquilidad dinámica, en nada semejante a los complejos acontecimientos acaecidos tan repetidas veces en los continentes septentrionales por los intercambios de nuevos inmigrantes.

V. Los integrantes de las más antiguas comunidades de mamíferos terciarios del Continente Sudamericano. Su probable origen.

El estudio de los más antiguos mamíferos conocidos del Terciario sudamericano —"viejos inmigrantes" de Simpson—, ha permitido establecer que representan un tipo básico totalmente distinto de aquel que encontramos en la misma época en todos los demás continentes.

Se ha reconocido en una forma muy general que dentro de los principales papeles ecológicos capaces de ser desempeñados por los mamíferos hay tres tipos adaptativos fundamentales: 1) el tipo insectívoro, constituído por pequeñas formas, cuya dieta no es esencialmente a base de insectos, sino también de otros invertebrados como vermes, etc.; 2) el tipo carnívoro, representado por formas de tamaños diversos, predatores, cuya alimentación la constituyen otros animales, generalmente otros mamíferos; y 3) el tipo herbívoro, compuesto por formas de tamaño mediano a muy grande, cuya dieta es esencialmente vegetariana.

Estos tres tipos se encuentran perfectamente diferenciados desde el Terciario más inferior en los continentes del Hemisferio Norte, tal como en la actualidad, cuyo desempeño dentro de la economía de la fauna corrieron por exclusiva cuenta de los placentarios: al lado de ellos, ocupando nichos ecológicos especiales, en un perfecto equilibrio, se encuentran los aplacentarios, esto es, los marsupiales.

Diríamos que la Naturaleza, en esta "Edad de los Mamíferos", estaba representando una vez más una vieja obra, ahorá con más variados papeles, desempeñados por actores con mayores posibilidades, que en perfecta asociación cumplían su función armoniosamente.

Pero esa misma obra debía ser representada simultáneamente en otros escenarios. En esta "isla sudamericana" la representación se cumplía con otros actores. A falta de los mejores la Naturaleza echó mano a reemplazantes, que con mayor o menor competencia, desem-

peñaron papeles semejantes. Los marsupiales, provistos de insospechadas potencialidades adaptativas, se diversificaron de manera tal que llegaron a diferenciar formas que cumplieron con los papeles correspondientes a los insectívoros y carnívoros, y aún se adelantaron —respecto de otros escenarios— en la diferenciación de algunos herbívoros del "tipo roedor". Los placentarios, precedidos en su llegada por los marsupiales, vieron restringidas sus posibilidades adaptativas ocupando entonces sólo el tipo herbívoro, pero con una variedad y número nunca igualados en este continente.

Los *Multituberculata, Insectivora, Creodonta, Fissipedia, Taeniodonta* y *Pantodonta,* que por aquellos primeros momentos del Terciario poblaban el Continente Norteamericano, no llegaron aquí, pero su lugar estuvo ocupado por grupos autóctonos como los *Caroloameghiniidae, Caenolestidae, Groeberiidae, Borhyaenidae,* entre los marsupiales, y los *Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria, Pyrotheria* y *Xenungulata,* entre los herbívoros placentarios. Al lado de ellos prosperaron tipos altamente especializados, como los edentados *Xenarthra,* y algunos primitivos ungulados, como los *Condylarthra,* de amplia distribución universal.

Dos son las interpretaciones generales dadas sobre el origen de estos primitivos mamíferos pobladores del Continente Sudamericano: 1) todos son estrictamente autóctonos de la América del Sur, y más concretamente de Patagonia; 2) todos provienen de inmigrantes norteamericanos emplazados en este continente a fines del Cretácico y comienzos del Paleoceno. La primera interpretación es de F. Ameghino, y la segunda de la mayoría de los autores norteamericanos modernos y de gran parte de los investigadores de los demás países.

El origen de la interpretación ameghiniana se encuentra primero en la equivocada edad Cretácica que él dio a las primeras formaciones mamalíferas de Patagonia, y segundo en el equivocado valor dado a ciertas semejanzas de nuestros mamíferos fósiles con formas extrasudamericanas. Consideraba Ameghino que el notable grado de diferenciación alcanzado por estos mamíferos pretendidamente cretácicos —no logrado entonces por ningún mamífero de los demás continentes— era suficiente prueba del origen autóctono de esta clase de vertebrados. Patagonia, habría sido, según su entender, la cuna de los mamíferos y su centro original de dispersión. De aquí —decía— pasaron primero al Continente Australiano, mucho antes de la diferen-

ciación de los primeros ungulados, y luego al Africa, donde continuaron su evolución independiente, pasando después a Asia meridional, de allí a Asia septentrional y occidental, y por último a Europa. Allí habrían completado su desarrollo y diversificación de Europa, por encima de las tierras emergidas del Atlántico septentrional, pasaron a América del Norte, donde se especializaron bajo distintas formas, a cual más caprichosa y fantástica, desaparecidas en su mayor parte sin dejar descendencia. Otras habrían continuado su migración hacia el sur, hasta volver al punto de partida, donde llegaron completamente transformadas, al punto de no ser casi reconocibles. Tal en síntesis la explicación de Ameghino sobre los orígenes de los mamíferos y el sentido de las migraciones.

Se reconoce en la actualidad que las semejanzas de muchos mamíferos sudamericanos con formas holárticas, señaladas por Ameghino, realmente existen, pero que ellas no son consecuencia de las relaciones filogenéticas por él pretendidas, sino el resultado de diversos grados de convergencia o paralelismo entre formas sin relación, o muy distantemente relacionadas.

Consideran por el contrario los "holarticistas" que todos nuestros mamíferos cenozoicos no son autóctonos en el más estricto sentido, pues si bien se puede en todos los casos hablar de formas nativas, por el hecho que su diferenciación se produjo en este continente, no lo son al menos desde el punto de vista filogenético, puesto que sus ascendientes se reconocen entre aquellos primeros inmigrantes que desde el Continente Norteamericano iniciaron su emplazamiento en estas tierras, entre fines del Cretácico y comienzos del Paleoceno.

Admitida como cierta esta interpretación, no probada con la misma fuerza en todos los casos, el diferente grado de diferenciación que presentaban entonces nuestros mamíferos demuestra que el momento del emplazamiento de sus respectivos antecesores en el continente debió haber sido muy distinto. Si bien, como lo ha hecho Simpson (op. cit.), en un sentido general podemos considerar a estos primeros pobladores y sus descendientes como integrantes de un "primer estrato faunístico", éste a su vez divisible en otros, correspondientes a distintas migraciones que indudablemente no se produjeron exactamente en el mismo tiempo. Darlington (1958) ha considerado como muy probable que se produjeron una o más llegadas de marsupiales, una o más de edentados, y una, dos y hasta tres de ungulados. Patterson

(op. cit.) ha aceptado la interpretación de Darlington, pero no cree en la existencia de una firme conexión intercontinental de ambas Américas, sino que considera que el poblamiento pudo muy bien haberse efectuado estando éstas separadas, por muy especiales formas capaces de vencer la barrera que ofrecía el mar. Así, en forma que resulta por demás cuestionable, ha pensado que la radiación de los marsupiales y edentados pudo ser consecuencia de la feliz llegada, a través de esa barrera marina, de una "hembra grávida", o de una pareja capaz de producir una descendencia ("a breeding pair") que asegurara tan extraordinaria radiación. Pequeños y generalizados *Condylarthra,* entre los vencedores de esa barrera, pudieron —según su entender— haber originado aquellos peculiares tipos ungulados como los *Litopterna, Astrapotheria, Xenungulata y Pyrotheria.* En cuanto a los variados y numerosos *Notoungulata,* que en forma tan profusa poblaban ya este continente, introduce este autor el nuevo concepto de que su diferenciación debió producirse ya en el Continente Norteamericano, oponiéndose con ello a la difundida idea de su diferenciación regional.

La idea de un total origen neártico de todos nuestros mamíferos terciarios ha exigido buscar en esa región el ancestro posible de cada uno de ellos. Los autores norteamericanos han señalado en todos los casos formas que pueden llenar a sus juicios, de manera satisfactoria, tales exigencias. Por otro lado el desconocimiento de mamíferos preterciarios en América del Sur ha incidido en desfavor de todo intento que pretenda reconocer un origen regional para cualquiera de aquellos grupos más dudosamente relacionados a formas holárticas.

Como dijimos, los marsupiales eran entonces extremadamente variados —en un grado casi comparable al que presentan los que pueblan en la actualidad Australia— por lo que seguramente deben ser contados entre los más antiguos mamíferos habitantes del Continente Sudamericano. Se ha dicho que todos reconocen un origen común, a partir de ciertos tipos "didelfoideos" generalizados, cuya presencia en sedimentos del Cretácico superior norteamericano está demostrada. De ser así, su llegada a nuestro continente debe haberse producido en esa misma época, única forma de explicar la extrema especialización local alcanzada ya durante el Paleoceno medio o superior. Es admisible, pues, que los marsupiales anticiparon su llegada a los placentarios, de suerte que encontraron abiertas —según la

interpretación de los "holarticistas"— todas las posibilidades para el desarrollo de los más variados tipos adaptativos, en un territorio donde, se dice, no habían mamíferos.

Resulta imposible admitir que la llegada de aplacentarios pudo haberse producido simultáneamente, pues sabemos que cuando fueron puestos en la Naturaleza en actitudes francamente competitivas los segundos resultaron ecológicamente más aptos, terminando con todos aquellos tipos de los primeros que ocupaban nichos ecológicos compatibles con sus mejores posibilidades.

Simpson (1950) considera que la llegada de los placentarios se hizo en una época ulterior, pero de cualquier forma también muy antigua, pues debió ser una línea del generalizado *"stock"* FERUNGULATA, antes de su diferenciación general en tipos herbívoros y carnívoros, lo cual, implícitamente, impone ubicar también esta inmigración en el Cretácico.

Ameghino nunca reconoció a los marsupiales como una agrupación natural, y consideró a sus distintos grupos fósiles de nuestro Terciario más inferior siempre como antecesores de algunos de los otros grupos de mamíferos. Por ejemplo, a los generalizados *Caroloameghiniidae* los trató como los antecesores comunes de todos los ungulados; a los "carnívoros" *Borhyaenidae* (*Sparassodonta,* de su nomenclatura) los consideró indirectamente relacionados a los marsupiales carnívoros australianos, y directos antecesores de los *Creodonta,* y a través de ellos de los *Fissipeda* y *Pinnipedia;* los *Polydolopidae* fueron por él considerados como un complejo grupo de *Allotheria,* que derivó en varias líneas: por un lado en los *Rodentia;* por otro, en ciertos marsupiales posteriores denominados "Abderitidae"; y aún en una tercera que dio origen a algunos *Multituberculata.* Sin embargo, los estudios realizados sobre el material conocido hasta el momento parecen indicar que todos estos grupos no son más que verdaderos marsupiales, intensamente diferenciados en nuestro continente, y seguramente todos derivados del mismo "stock" didelfoideo que hizo su ingreso a fines del Cretácico.

En cuanto a los herbívoros placentarios su origen ha planteado también algunos puntos de discusión no suficientemente aclarados.

En general se admite como probable que ellos representan tempranas *líneas* derivadas, quizá en forma autónoma en este continente, del complejo Ferungulata básico, que probablemente hizo su entrada

muy al comienzo del Terciario, o aún antes. Sin embargo los edentados por un lado, y los *Notoungulata* por otro, plantean particulares problemas, no convenientemente esclarecidos.

Los *Notoungulata* fueron considerados durante mucho tiempo como un grupo eminentemente sudamericano, con un origen e historia paralelos a la de los *Litopterna.* El descubrimiento de representantes de este orden en el Paleoceno superior de Asia, y de una forma relacionada en el Eoceno inferior de América del Norte, presentó una anomalía difícilmente explicable. Se pensó entonces que el origen del grupo pudo efectuarse en Asia, y que *vía* América del Norte llegaron a nuestro continente. Pero en contra de tal interpretación está la menor antigüedad de tales restos respecto a los más viejos conocidos en América del Sur. Quedaba, entonces, la posibilidad de que hubiera sido a la inversa, i. e. que hubieran pasado de América del Sur a América del Norte.

Simpson, uno de los paleontólogos mejor informados sobre los mamíferos sudamericanos, y muy especialmente sobre el problema de sus relaciones, consideraba en 1950 que la cuestión no podía ser resuelta, pero que algún tipo conexión faunística de América del Sur con los continentes del norte estaba indicada por estos hallazgos.

Patterson, como se dijo, a pesar de la menor antigüedad de los notoungulados del Continente Norteamericano, ha considerado como más verosímil su diferenciación nórdica, negando la relación inversa sobre la base de ciertas diferencias en las estructuras dentarias, que a su juicio lo impiden. Los Notoungulata de América del Norte serían a su entender formas relictuales, que no prosperaron por falta de acomodación ecológica.

Lo cierto es que el problema no presenta una solución en este momento, y constituye una de las pruebas discordantes con el pretendido origen holártico de todos los mamíferos de la América del Sur.

Los edentados plantean por su lado un problema similar. La fauna más vieja sudamericana incluye sólo armadillos. Los otros grupos, como los gliptodontes y gravígrados en general, aparecieron por evolución en el continente en épocas posteriores. Simpson (1931, 1948) ha señalado ciertos caracteres morfológicos en estas primeras formas que hablan en favor de su origen de los *Palaeonodonta,* del Paleoceno superior norteamericano. Pero a la vez estas formas de América del Norte presentan una serie de caracteres diferentemente espe-

cializados, que los señalan muy verosímilmente como representantes de una *línea* independiente, cuya radiación en el Continente Norteamericano se considera simultánea con la de los edentados de nuestro continente (*Xenarthra*); su extinción en el Oligoceno se habría producido por faltas de oportunidades ecológicas (Simpson, 1959 a), tales como las que tuvieron los representantes de la *línea* desarrollada en América del Sur. Es posible, entonces, que los edentados de Norte y Sudamérica representen ramas desprendidas de un mismo tronco, cuyas raíces bien pudieron estar en el continente austral si consideramos que la antigüedad de los *Palaeonodonta* es igual o menor que la de los primeros armadillos sudamericanos.

Sedimentos mamalíferos del Paleoceno más inferior no se conocen aún en América del Sur, y seguramente allí deben encontrarse inhumados los documentos que puedan darnos respuestas concretas a los muchos interrogantes que presentan los orígenes de algunos de los primeros grupos de mamíferos sudamericanos .

Si admitimos el pretendido origen geográfico norteamericano de todos nuestros primeros mamíferos del Terciario, cuya llegada efectuóse por la conexión continental de fines del Cretácico y comienzos del Terciario, es difícil explicarse qué especiales razones impidieron el arribo de ciertos grupos, e. g. *Insectivora* y *Multituberculata*, que pudieron acompañar a los marsupiales y demás placentarios inmigrantes. La interpretación de Patterson citada, daría una explicación no del todo convincente, sobre todo por la caprichosa selección natural de los grupos que vencieron las barreras marinas.

VI. La llegada de los inmigrantes que suceden a las primeras comunidades. Su efecto.

La primera parte del Terciario en América del Sur, transformada entonces en un continente insular, marcó un lapso importante en la historia de los mamíferos que la poblaban. La radiación básica adaptativa iniciada con la llegada de los "viejos inmigrantes" se mantuvo desde entonces en progreso, pero ya por el Eoceno se habían logrado los ajustamientos concomitantes, de manera que un equilibrio dinámico habíase entonces alcanzado.

El Oligoceno señala un evento en la historia de los mamíferos de este continente de fundamental importancia para la composición final del elenco característico neotropical: la aparición, más o menos abrupta, de los roedores y los primates. Los primeros, de acuerdo a la documentación geológica, aparecen en capas referidas al Oligoceno inferior (Deseadense). Los segundos, en cambio, se los encuentra por primera vez en capas geológicas referidas al Oligoceno superior (Colhuehuapense).

Corresponden estos mamíferos al "segundo estrato faunístico" de Simpson (fig. 3), por él denominados "viejos isleros saltadores". Aún cuando no podemos precisar si la aparición de ambos se produjo con un cierto intervalo, como parece indicarlo el registro geológico, es muy posible que correspondan a una misma inmigración, efectuada cuando aún América del Sur era una isla. Su arribo pudo ser el resultado de ciertas modificaciones geográficas que hicieron posible su concreción. Quizá la aparición de ciertas islas, o cadenas de islas, permitieron el paso de ciertos animales especiales, como son los roedores y primates, para quienes estos accidentes geográficos no fueron de ninguna manera barreras infranqueables.

Es muy seguro que los primates hallados en el Oligoceno superior de Patagonia —los más antiguos conocidos para este continente— sean formas marginales, por lo que esta edad no nos daría información sobre el verdadero momento de su emplazamiento continental. De cualquier forma, tanto para esos primates como para los roedores, podemos reconocer ciertamente que su arribo fue ulterior al Eoceno superior (Mustersense).

Recordemos que Ameghino (*vide*, 1906) había considerado que los roedores, como todos los mamíferos, tomaron origen en América del Sur, más concretamente en Patagonia, donde se constituyeron en un grupo independiente durante los fines del Cretácico. Esta pretendida gran antigüedad de los roedores (los restos más antiguos conocidos en el mundo entero son del Paleoceno superior de América del Norte) fue el argumento básico en que apoyóse Ameghino para ubicar en estas latitudes su origen. De aquí, aprovechando las conexiones por él sostenidas, habrían pasado durante el Cretácico a Africa, para llegar a Europa "enteramente a principios del Terciario (Cernaysiense) y a América del Norte un poco más tarde todavía (Watsachense)". La cepa de los roedores —según su interpretación— se encontraría en la

familia *Promysopidae* del suborden *Allotheria,* cuyos integrantes en la actualidad son considerados no como roedores sino especializados marsupiales, de la familia *Polydolopidae.*

La uniformidad de los primeros roedores que aparecen durante el Oligoceno inferior de Patagonia, parece indicar que fueron representantes nativos desarrollados de una única invasión extracontinental (Wood y Patterson, 1959). Los últimos estudios parecen demostrar concretamente que los antecesores de los roedores sudamericanos vivieron en América del Norte, en la última parte del Eoceno, y que ellos pueden ser, con toda probabilidad, de la familia *Paramydae,* suborden *Sciuromorpha.* Su llegada a estas tierras parece haberse producido muy poco antes del momento que por primera vez los encontramos en capas geológicas de Patagonia, quizá haciendo uso de "balsas naturales", como lo postularan Simpson (1950) y Wood (1950).

Los otros integrantes de este segundo estrato faunístico, los *Primates,* habría tomado origen, según Ameghino (op. cit.) en primitivos representantes del Cretácico de Patagonia, que él incluyera entre los *Prosimios.* Se sabe en la actualidad que todas las formas citadas por él como ancestrales constituyen un complejo integrado por representantes de diversos y variados grupos nativos de mamíferos marsupiales y placentarios. Ha sido convenientemente demostrado que los considerados como primeros "verdaderos monos" por Ameghino, e. g. *Pitheculites* y *Homunculites,* son marsupiales cenoléstidos de la especializada subfamilia de los *Abderitinae* (Kraglievich, J. 1953). Se ha demostrado además que las pretendidas semejanzas con los primates africanos, reiteradamente señaladas por Ameghino, son aparentes y no indicadoras de verdaderas afinidades. En general los monos sudamericanos, incluyendo las formas fósiles, presentan, según lo destacara Simpson (1950), ciertos caracteres más primitivos que los del viejo continente, y ciertos otros rasgos de especialización diferente. Pero considera que no es posible explicar esta situación como resultante de una relación de descendencia, en uno u otro sentido, sino que se debería a que ambos representan desarrollos paralelos, geográficamente distantes de un común y muy remoto antecesor (técnicamente *Prosimio*). Sugiere, al respecto, que este antecesor podría encontrarse en los prosimios *Notharctinae,* relativamente abundantes en el Eoceno de América del Norte.

Cualquiera sea su origen, es evidente que los roedores y primates vinieron de tierras extrasudamericanas, y que su llegada permitió ampliar las posibilidades de explotación de diversos nichos ecológicos, no convenientemente efectuados, e iniciar la explotación de otros nuevos —en este caso por los primates— no aprovechados entonces por mamífero alguno. No obstante, ello no se tradujo en perturbaciones profundas, sino que fue un más o menos pasivo agregado a la población dominante. La mayor perturbación fue quizá efectuada por los roedores, quienes, mejor dotados, produjeron la desaparición de aquellos elementos *vicariantes* desarrollados entre los marsupiales, e. g. los *Poiydolopidae.*

La llegada de los roedores y primates coincide con uno de los más extraordinarios momentos de esa gran fase de la evolución de los mamíferos del Continente Sudamericano. Bien se ha dicho que durante todo el tiempo que precede a este acontecimiento se produjo en este continente uno de los más notables casos de evolución. La aislación geográfica convirtió al continente en un laboratorio natural, donde se produjeron los más extraños casos de radiaciones adaptativas. La casi infranqueable barrera que el mar ponía al libre intercambio de fauna con otros continentes, condujo a que el muy reducido número de los primeros mamíferos que lograron poner pie en estas tierras, se vieran obligados a explotar los variados papeles ecológicos que este inexplotado medio les ofrecía. Se produjo así, en esa primera parte del Terciario, uno de los más notables casos de "evolución explosiva". A los marsupiales estuvo reservada la primera fase de esa notable radiación adaptativa, sólo interrumpida por la ulterior llegada de los más plásticos ferungulados. Tuvieron tiempo hasta ese momento de tomar ocupación de variadísimos papeles dentro de esa comunidad tan poco equilibrada. La llegada de los placentarios rompió con un proceso en marcha, que de no mediar tal circunstancia hubiera, seguramente, terminado en la organización de una especializada asociación de mamíferos marsupiales como la que ofrece Australia.

La natural tendencia al establecimiento de un equilibrio permitió a los placentarios completar el proceso iniciado por sus predecesores marsupiales. La llegada de los roedores y primates se hizo en el momento que este proceso estaba alcanzando su culminación. Se había logrado hasta ese entonces, a partir de tan pocos elementos ba-

sales, la más excepcional diferenciación de grupos diversos, jamás alcanzada en nuestro continente por los mamíferos. Se había producido la diferenciación de poblaciones con excepcional número de especies, e inclusive la duplicación de tipos ecológicos. Aún ya habían desaparecido enteras agrupaciones mayores de peculiares mamíferos, e. g. los *Xenungulata,* que habían surgido de tempranas segregaciones estructurales. De ahí en adelante se produce la desaparición de los tipos intermedios, y el comienzo del asentamiento de más definidas *líneas* conducentes a la fijación de caracteres que plasmaron en grupos progresivamente especializados, con características estructurales y funcionales bien establecidas.

En el Mioceno este proceso fue alcanzado por muchas de estas *líneas,* y completado en forma más o menos definitiva en el Plioceno. Los casos de convergencia y paralelismo desarrollados durante el transcurso de este largo proceso fueron notables, y así se produjeron extraordinarios casos de *homoplasia,* representados por tipos morfológicamente, y funcionalmente análogos a los que aparecieron en forma independiente, en épocas ulteriores, en otros continentes. Pero, a la par de estos extraños elementos *vicariantes* se desarrollaron ciertos otros, extremadamente especializados, como los gliptodontes, que constituyen casos únicos desde el punto de vista ecológico.

Sin embargo, nuestros mamíferos, geográficamente aislados, y sin posibilidades de enfrentamientos competitivos, no llegaron a constituir al final de su historia una comunidad totalmente equilibrada. La llegada de tipos seleccionados como más aptos para el desempeño de papeles ecológicos determinados, necesariamente debieron producir una perturbación que se tradujo en la desaparición de aquellos estáticos elementos vicarios, ecológicamente infradotados.

VII. El arribo de los últimos mamíferos inmigrantes. Su participación en la constitucion básicade la fauna característica de la región neotropical.

El surgimiento de la porción austral de la América Central como un puente entre ambas Américas trajo como consecuencia la irrupción en América del Sur de un variado contingente de nuevos mamíferos, de profundas cepas holárticas. Constituyen éstos los "últimos inmigrantes", que representan lo que Simpson ha reconocido como "tercer estrato faunístico" (fig. 3).

No ha sido posible fijar con certeza el momento en que tal acontecimiento geológico aconteció, pero en general se está de acuerdo en que fue a fines del Plioceno o comienzos del Pleistoceno, estratigráficamente representado en nuestro territorio por la Formación Chapadmalal. Este acontecimiento debe haber tenido fases precursoras, quizá materializadas en cadenas de islas, como las supuestamente existentes por fines del Eoceno o comienzos del Oligoceno. Ello permitió el intercambio de ciertos elementos de avanzada, que aparecen en nuestras formaciones mamalíferas del Plioceno medio o superior, y en formaciones más o menos coetáneas del Continente Norteamericano. Estos primeros elementos están representados en esta parte por los *Procyonidae* (*Carnivora*), conocidos vulgarmente como ositos lavadores, y por las ratas de campo (*Cricetidae*), y en América del Norte por los edentados *Megalonychidae.*

Esta invasión iniciada entonces en ambas direcciones siguió intensificándose desde ese momento, para alcanzar en los comienzos del Cuaternario su culminación.

Entre los principales inmigrantes norteamericanos se encuentran los carnívoros en general, los mastodontes, los caballos, los tapires, los pecaríes, los camélidos (llamas, guanacos, etc.), los cérvidos, algunos conejos, ciertas ardillas y nuevas ratas de campo, etc. Se produjo entonces un nuevo desequilibrio debido a la circunstancial presencia de nuevos tipos adaptados para el desempeño de papeles ecológicos cumplidos por formas nativas. Tal duplicación no podía mantenerse en el mismo medio, y en consecuencia se produjo la desaparición de los menos aptos, en este caso las formas regionales no convenientemente preparadas para tal competencia. Así, desaparecieron la mayoría de los ungulados nativos, los marsupiales carnívoros, muchos de los roedores, etc.

Aquellas formas que habían logrado tipos especiales de adaptación, y que no se vieron perturbados por invasores competidores, sobrevivieron sin dificultades mayores, e. g. armadillos, osos hormigueros, perezosos, gran mayoría de los roedores, comadrejas, monos, etc.

Se produjo con la llegada de estos últimos inmigrantes un complejo aglomerado, que cambió el cuadro presente hasta el Plioceno. Sin embargo, los ajustamientos producidos por estos invasores, no se

tradujeron en una multiplicación mayor del número original. Es notable que el número de familias existentes en la actualidad es casi igual a las del Plioceno, antes de la invasión. Aún después de su llegada el incremento del número de taxones no fue extremadamente grande, pues se produjo una compensación equilibrada entre los agregados y los desaparecidos.

Razones ajenas a la competencia impuesta por los invasores norteamericanos, cuyas causas son muy complejas de interpretar, llevaron a la ulterior desaparición de muchos de los elementos autóctonos, e inclusive de algunos de los originados de esos inmigrantes. Entre los primeros se cuentan los gliptodontes, gravígrados en general, algunos notoungulados y litopternos, etc. Entre los segundos figuran los équidos, los mastodontes, ciertos carnívoros como los esmilodontes, algunas formas de camélidos, etc.

Y así, con un empobrecimiento progresivo, llegamos a las épocas actuales, con mamíferos tan característicos de esta región zoogeográfica, conocida con el *Neogaea* o *Region Neotropical,* cuyas raíces —como hemos visto— se encuentran en tan distintas profundidades de la historia de la vida de este continente.

OBRAS CITADAS

AMEGHINO, F. 1891 a. *Las antiguas conexiones del continente Sudamericano y la fauna eocena argentina.* Rev. Arg. Hist. Nat., I:123-216.

——— 1891 b. *Determinación de algunos jalones para la restauración de las antiguas conexiones del continente Sudamericano.* Ibidem, I:282-288.

——— 1897. *La Argentina al través de las últimas épocas geológicas.* Disertación pronunciada en el acto de la inaug. de la Univ. Nac. de La Plata; 1-35.

——— 1898. *Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina.* Segundo Censo de la Rep. Arg., I:112-255.

——— 1903. *L'âge des formations sédiméntaires de Patagonie.* Anal. Soc. Cient. Arg., L y LIV (separata de 231 págs.).

——— 1906. *Les formations sédiméntaires du Crétacé superieur et du Tertiaire de Patagonie, avec un parallele entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancient continent.* Anal. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires, VIII (3ª):1-568.

——— 1910. *Geología, Paleogeografía, Paleontología y Antropología de la República Argentina.* "La Nación", public. del Centen.: 174-180.

CASAMIQUELA, R. (MS) 1960. *Sobre la presencia de un mamífero en el primer elenco (icnológico) de vertebrados del Jurásico de Patagonia.* Com. 1ras. Jorn. Zool. Tucumán. Noviembre de 1960.

KERMACK, K. A. y F. MUSSETT, 1958 a. *The jaw articulation in Mesozoic Mammals.* XV Congr. Zool., Sect. V, Paper 8:1-2.

——— 1958 b. *The jaw articulation of the Docodonta and the classification of Mesozoic Mammals.* Proc. Roy. Soc., B, 148:204-215.

KRAGLIEVICH, J. L. 1953. *Contribuciones al conocimiento de los primates fósiles de Patagonia.* Anal. Mus. Nahuel Huapí, III:37-62.

KÜHNE, W. G. 1958. *Rhaetische Tricondonten aus Glamorgan, ihre Stellung zurschen den Klassen Reptilia und Mammalia und ihre Bedeuteng für die Reichart'sche Theorie.* Pal. Zeitsch., 32:197-235.

MAYR, E. ET ALTERS, 1952. *The problem of land connections across the South Atlantic, with special reference to the Mesozoic.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 99 (3). New York.

PATTERSON, B. 1958. *Affinities of the Patagonian Fossil Mammal Necrolestes.* Breviora, Mus. of Comp. Zool., Cambr., Mass., 94:1-14.

SCOTT, W. B. 1937. *A History of land Mammals in the Western Hemisphere.* The MacMillan Company. New York.

SIMPSON, G. G. 1931. *Metacheiromys and the Edentata.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 59:295-381.

——— 1943. *Turtles and the origin of the Fauna of Latin America.* Amer. Jour. Sci., 241 (7):413-429.

——— 1948. *The beginning of the Age of Mammals in South America. Part I. Introduction Systematics: Marsupialia, Edentata.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 91, art. 1. New York.

——— 1950. *History of the Fauna of Latin America.* Reimp. de "Science in Progress", 7th. Ser.:369-408. Yale Univ. Press, N. Haven, Conn.

——— 1953. *Evolution and Geography. An Essay on Historical Biogeography with special reference to Mammals.* Condon Lectures, Oregon State System ot Higher Educ.:1-64.

——— 1959 a. *A new middle Eocene Edentate from Wyoming.* Amer. Mus. Nov. 1950:1-8.

——— 1959 b. *Mesozoic Mammals and the Polyphyletic origin of Mammals.* Separata de Evolution, XIII (3):405-414.

——— 1959 c. *The Nature and Origin of Supraspecific Taxa.* Reimp. de Cold Spring Symposia on Quant Biol., XXIV:255; 271.

WOOD, A. E. 1950. *Porcupines, Paleogeography and parallelism.* Evolution, 4:87-98.

WOOD, A. E. y B. PATTERSON, 1959. *The Rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the Beginning of South American Rodent Evolution.* Bull. Mus. Comp. Zool. at Harv. Coll., 120, Nº 3:281-428.